

Bemerkungen über Lebensform und Standort.

Vortrag, gehalten von

Eug. Warming

auf der 16. Skandinavischen Naturforscherversammlung in Kristiania 1916.

Übersetzt von **H. Gams**, Zürich.

Die Lebensformen der Pflanzen werden durch zweierlei Faktoren oder Faktorengruppen bedingt: nämlich teils durch die erbliche Anlage, über deren Ursprung wir keine Auskunft geben können, und teils durch die Epharmonie mit den Standorten, d. h. den Bedingungen, unter denen sie leben, und die wir in allen Fällen teilweise erkennen zu können glauben. Bisher ist es ganz besonders die Epharmonie der oberirdischen Organe mit dem Klima gewesen, die man studiert hat, nämlich solche Verhältnisse wie die morphologische und anatomische Anpassung der Assimilationsorgane an den Standort, die Regulierung der Verdunstung der oberirdischen Sprosse, deren Xeromorphie oder Mesomorphie usw.; und als ich vor 21 Jahren mein Buch »Plantesamfund« herausgab, war die morphologische und anatomische Anpassung der Lichtsprosse der Haupteinteilungsgrund. Aber der Standort einer Pflanze ist ja nicht nur der Inbegriff von der Natur des Klimas, sondern auch in sehr wesentlichem Grad von der edaphischen, d. h. der sehr komplexen und mannigfachen Beschaffenheit des Bodens oder dem Milieu, in dem die Pflanzen wachsen. Zunächst ist es eine Seite der Lebensform, die sehr auf Kosten der Anpassung der Lichtsprosse in den Hintergrund getreten ist, diejenige, die in neuerer Zeit als Grundform bezeichnet worden ist, und die ich in dem genannten Buch »Haupttypen« nannte.

Es ist recht schwierig, eine kurze und klare Definition von »Grundform« zu geben; man kann sie am ehesten umschreiben als »allgemeine Sproßform oder Sproßtypus« oder Kombinationen von Sproßformen. Ein paar Beispiele werden wohl den Gedanken besser beleuchten. Die Vegetationsorgane einer *Salicornia herbacea*, eines *Atriplex litoralis*, eines *Solanum nigrum* und eines *Pisum sativum* sind nach äußerer Form und Anatomie in sehr verschiedener Weise an die Lebensbedingungen angepaßt, sie gehören aber alle zur selben »Grundform«, sie haben alle den gestrecktgliedrigen Lichtsproß der sommerannuellen Pflanzen. Ein *Taraxacum*, eine *Drosera rotundifolia* und eine *Agave* können zu einer und derselben

Grundform gehören: der Vollrosette mit schaftständigem Blütenstand, aber ihr Lichtsproß ist äußerst verschieden ausgebildet in Epharmonie mit dem äußerst verschiedenen Klima und Boden des Standortes.

Es ist mir seit langem klar, daß auch die Grundformen selbst in gewissem Grad in Epharmonie mit den Standorten stehen, und in meinen ökologischen Arbeiten wird man das Bestreben finden, die Standorte gerade auch durch die Grundformen zu charakterisieren; so wenn ich z. B. die Häufigkeit von unterirdischen Ausläufern in Verbindung setze mit der eigentümlichen Bodenbeschaffenheit der Rohrsümpfe oder der Wanderdünen, oder die Häufigkeit von einjährigen Arten auf dürren Sandflächen in Verbindung mit der Natur des Bodens, worauf man ja schon längst geachtet hat. Hierhergehörige Beobachtungen wird man auch zerstreut in der Literatur finden (z. B. bei Irmisch, Areschoug, Hjalmar Nilsson u. a.), ohne daß noch eine zusammenfassende Bearbeitung vorzuliegen scheint.

Ich habe gedacht, daß man hierüber neues Licht verbreiten könnte durch statistische Erhebungen über die Abhängigkeit der Grundformen von den Standorten und besonders von der Bodenbeschaffenheit, wobei man ein so begrenztes Gebiet zu wählen hätte, daß man vom Klima absehen kann, weil es im wesentlichen oder vollständig über das ganze einheitlich ist, und wo man daher mit Fug und Recht annehmen kann, daß die edaphischen Faktoren im wesentlichen entscheiden. Selbstverständlich wählte ich das mir am besten bekannte Gebiet, nämlich Dänemark, aber im übrigen wird man in jedem Gebiet auf der ganzen Erde mannigfache, verschiedene Formationen so außerordentlich nahe beisammen finden, daß das Klima als absolut gleichartig gelten kann, besonders wenn man es mit Flachland zu tun hat. Ich habe daher auch in »Dansk Plantevaekst« versucht, die verschiedenen Formationen des Strandes und der Dünen durch den Prozentgehalt an den verschiedenen Lebensgrundformen zu charakterisieren, die sie zusammensetzen[1]). Hier schiebe ich die Bemerkung ein, daß ich unter »Pflanzenformation« eine Pflanzengesellschaft verstehe, die, ob auch aus mehreren, floristisch verschiedenen »Associationen« bestehend, darin übereinstimmt, daß sie einen im großen und ganzen einheitlichen Standort, d. h. Lebensbedingungen, und dieselben Lebensformen aufweist, — in Übereinstimmung mit dem von Flahault und Schröter formulierten Vorschlag, der von der 1905 eingesetzten internationalen Nomenklaturkommission[2]) angenommen und auf dem 3. internationalen Kongreß in Brüssel 1910 empfohlen worden ist.

---

1) »Dansk Plantevaekst« 1. Strandvegetation. Kopenhagen 1906. 2. Klitterne, 1909. 3. Skovene, 1919. — In diesem Zusammenhang sei auch verwiesen auf: »Om Løvbladformer« in Kgl. Danske Videnskab. Selsk. »Oversigt« 1901.

2) Siehe Sektionssitzung vom 19. Juli 1905 in Wien, sowie: Flahault und Schröter, Berichte und Vorschläge zur phytogeographischen Nomenklatur auf dem 3. internationalen Botanikerkongreß zu Brüssel 1910.

Eine derartige statistische Erhebung stößt aber auf so viele Schwierigkeiten, daß man sie als unmöglich bezeichnen kann, falls man vollkommene Genauigkeit verlangt. Die Schwierigkeiten liegen in folgenden 3 Punkten: 1. Abgrenzung der Arten. 2. Bestimmung der Lebensformen und 3. der Standorte.

1. **Artenfrage.** Welche Arten soll man berücksichtigen? Hier begegnet uns als erste Frage die nach den »eingeschleppten oder verwilderten« Arten im Gegensatz zu den eigentlich wildwachsenden. Dänemark zählt nach RAUNKIAERS Exkursionsflora[1]) etwa 1200 wildwachsende und dazu 240 von der ersten Gruppe. Aber die Grenze zwischen den beiden Gruppen kann unmöglich scharf gezogen werden; denn wohl kann man von manchen Arten mit Sicherheit wissen, daß sie in neuerer Zeit mit fremder Saat, Ballast oder auf andere Weise »eingeschleppt« worden oder auf andere Weise in neuerer Zeit verwildert sind, aber bei den vielen, die vor einigen Jahrzehnten oder gar einigen oder vielen Jahrhunderten eingeschleppt worden oder verwildert sind, versagt unser Wissen oft ganz. JOH. LANGES »Handboog« und die genannte Exkursionsflora sind gar nicht immer in dieser Frage einig. Ich habe mich hier in der Hauptsache an die Exkursionsflora gehalten und die nach dieser eingeschleppten oder verwilderten Arten ausgelassen.

Hierauf folgt die eigentliche Artenfrage: die Bewertung der Arten, kleinen Arten und Bastarde. Ich habe, indem ich RAUNKIAERS Exkursionsflora folge, die Bastarde fortgelassen und auch nicht die »kleinen« Arten aufgenommen, da in gewissen sehr großen Gattungen wie *Hieracium* oder *Taraxacum* u. a. so zahlreiche kleine Arten unterschieden werden, daß dadurch eine unnatürliche Verschiebung in der prozentualen Verteilung der Lebensformen resultieren würde.

2. **Lebensformen.** Hier sind gleich zwei Fragen: Welche Typen von Lebensformen, bzw. welche Lebensgrundformen soll man aufstellen[2])? und wie soll man die Lebensform einer Art kennen lernen? Die Florenhandbücher geben keine oder höchst unzureichende Aufschlüsse über die Lebensformen der Arten; in der Regel begnügen sie sich mit Signaturen für sommerannuell, winterannuell, bienn, perennierend und verholzt. Am meisten bietet RAUNKIAERS Exkursionsflora, in der bei jeder Art angegeben ist, ob sie ist ein Therophyt (d. h. sommerannuell oder winterannuell) zweijährig, ein Phanerophyt, Chamaephyt, Hemikryptophyt, Geophyt (mit Unterabteilungen: Rhizom-G., Zwiebel-G., Stengelknollen-G., Wurzelknollen-G. und Wurzel-G.), Hydrophyt oder Helophyt. Aber RAUNKIAERS System ist, wie die künstlichen Systeme, nur auf ein einziges Merkmal begründet, nämlich den Ort der Verjüngungsknospen, und sein

1) 3. Aufl. 1914 von C. RAUNKIAER und C. H. OSTENFELD.

2) Im folgenden denke ich nur an die Lebensformen der Gefäßpflanzen.

Ziel ist darauf beschränkt, das »Pflanzenklima« zu charakterisieren. Für meinen Zweck bleibt es daher unanwendbar, denn es ist eben die Anpassung der Grundformen an den Erdboden oder das Medium, in dem die Pflanzen wachsen, worüber ich Aufschluß wünsche. Mehrere der Lebensformen in seinem System umfassen in Wirklichkeit so große Verschiedenheiten, daß ich sie verschiedenen Lebensformen zuweisen möchte, z. B. die Chamaephyten: unter diesem Typus finden sich nicht bloß Sträucher und Halbsträucher, sondern auch Kräuter, und unter den Holzpflanzen sowohl Zwergsträucher wie *Calluna*, Kriechsträucher wie *Arctostaphylos* und *Empetrum* (Spaliersträucher) oder *Linnaea* (rankende Holzpflanze, »reflignos« = Schnurholz bei Lindman); von Halbsträuchern z. B. *Genista*; von Kräutern so grundverschiedene Typen wie *Cerastium arvense*, *Veronica officinalis*, *Antennaria dioeca*, *Galium saxatile*, *Lamium Galeobdolon*, *Lycopodium*, *Sedum acre*, *S. album* usw. Das einzige, was alle diese verknüpft, ist, daß die Verjüngungsknospen nicht höher als 25 cm überm Boden liegen, aber es sind eben solche Verschiedenheiten wie diese innerhalb der Chamaephyten, über die ich Aufschluß wünsche. Die erste Kolonne in unserer untenstehenden Übersicht nennt einen Teil der Lebensgrundformen, deren Unterscheidung innerhalb der Gefäßpflanzen mich am richtigsten dünkt, aber mit Ausschluß z. B. aller Holzpflanzen, Halbsträucher, Kletterpflanzen, Saprophyten und Parasiten. Andererseits dürfen meines Erachtens nicht alle der 13 aufgestellten Gruppen, namentlich nicht 8, als selbständige Lebensformen[1]) betrachtet werden, sondern sie werden hier hauptsächlich darum aufgestellt, um deren Verhalten zum Erdboden beleuchten zu können.

Wie soll man Kenntnis von den Lebensformen der verschiedenen Arten erhalten? In der Literatur ist eine große Menge Angaben zu finden, für die dänischen Blütenpflanzen insbesondere in Raunkiaers vorzüglichem Werke »De danske Blomsterplanters Naturhistorie« (1895—1899), von dem bisher nur 1 Band (Die Einkeimblättrigen) erschienen ist. Im übrigen finden sich in der nordischen Literatur manche Angaben bei Areschoug, Hj. Nilsson, K. Johansson, Brundin, Sylvèn, Witte, Thekla Resvoll, Korsmo u. a., und überdies habe ich selber seit mehr als einem Menschenalter, wo sich Gelegenheit bot, Untersuchungen über die Morphologie und Biologie der Blütenpflanzen ausgeführt und auch das eine und andere publiziert, so 1884 »Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse« (Über Sproßbau, Überwinterung und Verjüngung) in Naturhistorisk Forenings Festskrift[2]).

---

1) Vgl. Kap. 22 in meinem »Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie«, 3. Aufl., das infolge des Krieges noch nicht (1916; fertig 1918, Anm. des Übersetzers) abgeschlossen ist.

2) Vgl. Bot. Centralbl. 1884, Bd. XVIII, Nr. 19.

	A	B	C	D	E	
	Unruhiger Boden	Boden ruhig, lichtoffen, trocken oder frisch	Wald, Gebüsche, Hecken	Schlamm- und Sumpfboden	Wasser	
A. Hapaxanthe.						
1. Sommerannuelle . . .	53	29	2	15	3	102
2. Sommer- und Winterannuelle	57	41	5	12	3	118
3. Winterannuelle	1	10	—	1	1	13
4. Variierend zwischen 1, 3 und Bienne	6	12	3	—	2	23
5. Bienne (und Plurienne).	—	40	5	8	—	53
Hapaxanthe im ganzen	117	132	15	36	9	309
B. Pollakanthe.						
a) Orthotrope Sprosse.						
6. Horstpflanzen (»Zwischenstöcke«)[1]	6	139	84	61	1	291
Langsprosse	3	20	15	3	—	41
Vollrosettensprosse . .	—	24	20	5	1	50
Halbrosettensprosse . .	3	63	34	26	—	126
Grastypus	—	32	15	27	—	74
7. Orthotrope mit Knolle oder Zwiebel.	1	15	20	1	—	37
8. Wurzeltreibender Stengelgrund.	—	9	—	8	19	36
b) Plagiotrope Sprosse (Wandersprosse).						
9. Kriechkräuter	—	6	3	4	19	32
10. Laubblatt-Wurzelstöcke und Laubblatt-Bodenausläufer	—	—	9	7	13	29
11. Oberirdische Ausläufer.	—	13	6	7	4	33
Langsprosse . . . . ,	—	—	5	—	1	6
Vollrosetten . . . ,	—	11	2	—	3	16
Halbrosetten	—	2	2	5	—	9
Grastypus	—	—	—	2	—	2
12. Unterirdische Ausläufer	8	24	41	70	11	154
Langsprosse	2	10	23	26	2	63
Vollrosettensprosse . .	1	11	6	3	1	11
Halbrosettensprosse . .	—	8	5	12	1	26
Grastypus	5	6	7	29	7	54
13. (Wandernde) Wurzelstöcke.	—	4	10	16	1	31
Langsprosse	—	3	10	14	1	28
Rosettensprosse	—	—	—	—	—	—
Halbrosettensprosse . .	—	1	—	2	—	3
Grastypus	—	—	—	—	—	—
Pollakanthe im ganzen	15	210	176	174	68	643

1) Caudex oder Mesocormus, d. h. senkrechter oder schief aufsteigender Erdsproß oder Verzweigungssystem von Erdsprossen oder doch an der Erdoberfläche befindlichen Sprossen. Der Gegensatz hierzu sind die unterirdisch wandernden (plagiotropen) Sprosse. (Nachträgliche Anmerkung.)

Außerdem begegnen wir einer neuen Schwierigkeit, nämlich der, daß eine so scharfe Abgrenzung der Lebensformen in einem System, wie dem, das ich auf Seite 5 versucht habe, in Wirklichkeit nicht möglich ist. Überall trifft man die allmählichsten Übergänge zwischen den Typen; die verschiedenen Merkmale sind auf äußerst verschiedene Weise verbunden, und die Auffassungen der Botaniker darüber, welche Merkmale die größte Bedeutung haben und bei einer natürlichen Übersicht vor allem berücksichtigt werden müssen, werden sich ganz sicher als sehr verschieden erweisen. Die Verteilung der Arten auf bestimmte Lebensformen wird daher auch ihre großen Schwierigkeiten haben.

Ich betone weiter, daß die in der Kolonne links aufgeführten 13 Gruppen nicht gerade ein »System« der Lebensformen darstellen, sondern gewiß teils »Lebens-Grundformen«, teils morphologische Ausgestaltungen solcher, deren biologische Bedeutung ich beleuchtet wissen will.

3. **Natur und Abgrenzung der Standorte.** Auch die verschiedenen Standorte gehen meist unmerklich ineinander über, wie Tag und Nacht. Wir haben in der dänischen Literatur eine Übersicht über das Verhältnis in der dänischen Flora zwischen einjährigen, zweijährigen, mehrjährigen Kräutern und die Verteilung der Holzpflanzen an folgenden Standorten: Grasland, Wege, Wiesen, Moore, Wasser, Wald und Gebüsch, Strand, Ackerland und Heiden. Das ist die Übersicht von C. Christensen (Botanisk Tidsskrift XLII 20, 1899). Er stellt sich nicht die Aufgabe, die Anpassungserscheinungen der Arten zu beleuchten, wie ich es hier zu tun wünsche; so habe ich darum eine andere Aufstellung von Standorten gewählt, nämlich die in den 5 Gruppen unter A, B, C, D und E in der obersten Reihe S. 5.

Der Standort ist, selbst bei Außerachtlassung des Klimas, ein sehr zusammengesetzter Begriff, und man kann davon eine beinahe unbegrenzte Menge aufstellen. Bei der hier vorgenommenen Einteilung in 5 Gruppen bin ich davon ausgegangen, daß ich in diesem Zusammenhang von der chemischen Natur des Bodens absehen kann. Es ist bekannt, daß diese von großer Bedeutung in floristischer Hinsicht ist (Salzpflanzen, Kalk- und Kieselpflanzen usw.); aber was die Unterschiede in der Lebensgrundform betrifft, kann ich nicht finden, daß sie eine irgend bedeutende Rolle spielt. Dazu kommt weiter, daß in einem Land wie Dänemark, dessen Oberfläche aus den durchwühlten und zusammengemalmten Massen der Eiszeitmoränen gebildet wird, die chemischen Unterschiede in hohem Grade verwischt sind. Was hingegen von großer Bedeutung sein muß, ist der Nährstoffgehalt und die physikalische Beschaffenheit des Erdbodens — ob fest oder lose, warm oder kalt, trocken, mittelfeucht oder naß, oder ob das Medium Wasser selbst ist (das natürlich ein edaphischer, nicht ein klimatischer Faktor ist), und ebenso hat es eine gewisse Bedeu-

tung, ob der Boden lichtoffen ist oder nicht[1]), ob er Schatten, Humusbildung, Feuchtigkeit und bestimmte Bakterien und Tiere hat. Das Wasser (und der Wassergehalt des Bodens) ist wohl der wichtigste ökologische Faktor, weshalb ich es 1895 in »Plantesamfund« und später immer als den Hauptfaktor in der Ökologie betrachtet habe, auf dem die ökologischen Einteilungen beruhen müssen.

Schließlich spielt noch ein Faktor eine große Rolle für die Entwicklung der Lebens-Grundformen, nämlich der Umstand, ob der Boden »in Ruhe« oder »unruhig« (oft »bewegt«) ist. Unter unruhigem Boden verstehe ich jeden Boden, der auf irgendeine Weise häufige Umlagerungen erfährt, sei es wie bei Kulturland durch das Pflügen und Graben des Bauers, oder wie in Ufergebieten durch die mechanische Einwirkung des Wellenschlages auf die losen Massen des Strandes, oder wie beim Sand der »weißen Dünen«, der durch die erodierende und aufschüttende Kraft des Windes umgelagert wird. Der unruhige Boden trägt daher, was in diesem Zusammenhang wichtig ist, eine sehr offene Vegetation.

Im Gegensatz zum »unruhigen« Boden steht der »ruhige«, der zwar in Dänemark vielleicht fast nie (wenn man etwa steile Felsen ausnimmt) ganz den Einflüssen der Kultur entzogen ist, sei es, daß er wie die Futter- und Dauerwiesen der Heumahd unterliegt oder wie die Weiden vom Vieh abgegrast wird, oder wie die Wegränder und Ruderalplätze von Menschenfüßen zertreten oder wie die Callunaheiden von den Schafen beweidet wird, der aber doch verhältnismäßig ruhig ist, so daß er sich mit einer zusammenhängenden dichten Vegetation bedecken und fest bleiben kann.

Ich kann hier die Bemerkung nicht unterdrücken, daß die allermeisten Botaniker es zu sehr unterlassen, die Beschaffenheit des Bodens in der Pflanzendecke zu studieren, deren Vegetation sie untersuchen und vielleicht mühsam in kleine Flächen zerlegen, um das prozentuale Verhältnis der Arten zu ermitteln. Ein anerkennenswertes Bestreben, die Bodenverhältnisse in Zusammenhang mit den Lebensformen zu bringen, zeigt sich bei M. Vahl, z. B. in seiner Abhandlung in der Festschrift für Japetus Steenstrup (1914): »Livsformerne i nogle svenske Moser«. Aber bei einem Eindringen in die Beschaffenheit des Bodens durch chemische Analysen und Studien über dessen Mikroflora, wie sie z. B. P. E. Müller ins Werk gesetzt hat, und durch Untersuchungen über dessen physikalische Beschaffenheit und den Wassergehalt wird die Entwicklung der Pflanzenökologie (»Geobotanik«) unzweifelhaft wesentliche Fortschritte machen. Die in den dänischen »topographisch-botanischen Untersuchungen« tätigen Botaniker werden den Wert ihrer Mitteilungen durch genaue Angaben über den Erdboden, in dem die Arten ihres Gebietes wachsen, erhöhen können. Die mangelhaften Aufschlüsse, die wir bisher über die verschiedenartige Boden-

1) Siehe meine S. 2 genannte Abhandlung über Laubblattformen und Laubsprosse.

beschaffenheit haben, erschweren die Aufgabe, die Arten auf die richtigen Standorte zu verteilen, zu ermitteln, welcher Standort jeder Art am besten behagt; denn wie bekannt, kann man viele Arten auf zum mindesten scheinbar sehr verschiedenen Böden finden. Ich habe in der vorstehenden Übersicht die Arten nach den Standorten verteilt, die nach meiner Erfahrung die besten oder normalen für sie sind, wobei ich, wie man sieht, »Standort« recht weit fasse und vorläufig nur fünferlei aufstelle.

Indem ich versucht habe, die genannten Schwierigkeiten so gut als möglich zu überwinden und die Arten mit Rücksicht auf des Bodens Ruhe und Festigkeit, Belichtung (in Gehölzvereinen oder außerhalb derselben) und die Feuchtigkeit oder den Wassergehalt des Bodens (darunter das Wasser selbst) verteilt habe, bin ich zu den folgenden Ergebnissen gelangt.

Als erste große Scheidelinie verwende ich wie in früheren Abhandlungen (1884 und später) die Lebensdauer, nach der ich die Pflanzen in Hapaxanthe einteile, d. h. solche, die nur einmal fruchten und dann absterben, und Pollakanthe, welchen Namen Kjellman für diejenigen gebildet hat, die vor dem Tod wiederholt Blüten und Früchte tragen (siehe 1. Kolonne S. 5).

Die Hapaxanthen werden weiter eingeteilt in sommerannuelle, winterannuelle, bienne und plurienne. Die Übersicht zeigt, daß es einige Schwankungen gibt (siehe z. B. Gruppe 4); insbesondere gibt es eine große Gruppe, deren Arten sowohl sommer- wie winterannuell sein können, nämlich (2): 118 gegenüber (1): 102, die nur sommerannuell sind, und (3): 13, die allein winterannuell sind. Raunkiaer vereinigt die Sommer- und Winterannuellen in eine einzige Gruppe, die er Therophyten nennt, d. h. Sommerpflanzen (das griechische Wort θέρος, aus dem es zum Teil gebildet ist, bedeutet ja »Sommer« oder »die warme Jahreszeit«); dieser Name scheint mir daher recht mißverständlich für die vielen Arten, die im Herbst keimen und im nächsten Frühling blühen und sterben.

Ein äußerlicher Grund dafür, diese nicht zu einer Lebensform zu vereinigen, ist der, daß im großen und ganzen ihre Sproßform verschieden ist. Wir treffen gleich hier die Hauptformen von Lichtsprossen, die wir in unserer Gefäßpflanzenflora unterscheiden können, nämlich den Langsproß-, den Vollrosettensproß-, den Halbrosettensproß- und den Grassproßtypus. Beim Langsproß sind die Stengelglieder ungefähr gleich lang, können aber im übrigen kurz sein (wie bei *Calluna* oder *Picea*) oder mehr oder weniger langgestreckt; doch besteht in allen Fällen kein ausgeprägter Gegensatz zwischen den Sproßteilen, daß es etwa gestauchtgliedrige Stengelteile mit größeren Laubblättern und andere ausgeprägt langgliedrige gäbe. Langsprosse haben die meisten (alle?) Sommerannuellen, z. B. *Pisum sativum*, *Solanum nigrum*, *Cakile maritima*. Der Langsproß ist gewöhnlich der Ausdruck für eine rasche, ununterbrochene Entwicklung.

Bei den Vollrosettenpflanzen stehen alle Laubblätter zu einer Ro-

sette zusammengedrängt auf einer sehr kurzgliedrigen Achse nahe am Boden, bei den am meisten typischen flach ausgebreitet, und über der Rosette erheben sich die Blüten auf einem »Schaft«, der blattlos sein (*Draba verna*, *Taraxacum*, *Primula* u. a.) oder höchstens kleine Hochblätter tragen kann (*Tussilago* u. a.). Manche Winterannuelle sind Vollrosettenpflanzen. Die Rosettenbildung ist hier der Ausdruck für einen Zeitraum mit langsamem Wachstum, das Spätjahr oder Frühjahr mit seiner Kälte.

Der Halbrosettensproß ist ein hoher und im ganzen gestrecktgliedriger Sproß; aber seine meisten, jedenfalls größten Blätter stehen gedrängt auf einem kurzgliedrigen Stengelteil dicht über dem Boden, und die am gestreckten Stengelteil sitzenden nehmen nach oben an Größe und Formenreichtum ab (z. B. *Capsella bursa pastoris*, *Campanula*-Arten, *Sonchus arvensis*, *Verbascum* usw.). Dieser tritt bei Winterannuellen, Bi- und Pluriennen sowie vielen Pollakanthen auf. Der Name ist wohl gebildet von Raunkiaer (1905).

Der Grassproßtypus oder die den allermeisten Gramineen, Cyperaceen und Juncaceen zukommende Sproßform ist zunächst eine Halbrosettenform, aber im übrigen eine so eigentümliche Lichtsproßform, daß man sie als etwas Selbständiges behandeln kann. Sie ist unabhängig vom Klima, da sie sich in allen Weltteilen vorfindet; die Verschiedenheiten der Lebensbedingungen können sich aber besonders im Blattbau deutlich offenbaren.

Typische Vollrosettenpflanzen und Halbrosettenpflanzen sind vorzugsweise unter den Dikotyledonen vertreten.

Die Übersicht S. 5 lehrt, daß es von Sommer- und Winterannuellen zusammen 111 Arten auf unruhigem Boden (A) gegenüber 80 auf ruhigem, lichtoffenem Boden (B) gibt und viel weniger von beiden auf den drei andern Standortstypen (7, 28 und 7). Die Ursache davon hat man längst erkannt: der unruhige Boden ist zugleich ein sehr offener Boden, auf dem die schwachen, rasch verschwindenden Annuellen dem Gedränge, das auf einem dicht bewachsenen Boden herrscht, entgehen können und den notwendigen Platz zu ihrer Entwicklung finden. Auf dem Boden B werden sie auch vorkommen können, selbst wenn er im Sommer dicht bewachsen ist, da manche Arten Frühlingspflanzen sind (Winterannuelle im ganzen 51, gegenüber 29 nur Sommerannuellen), deren Wachstum schon abgeschlossen ist, bevor die Laubentfaltung der Pollakanthen vollendet ist. Dagegen sind weder Holzpflanzenvereine noch Sumpfboden günstig für die Entwicklung der Annuellen. Das kommt besonders klar zum Ausdruck, wenn man die Zahlen 111 für A und 80 für B addiert und vergleicht mit den Zahlen 7 + 28 + 7 für C, D und E, wobei 191 auf A und B entfallen gegenüber 42 auf den drei andern Standorten.

Von den wenigen in der Gruppe 4, die zwischen annuell und bienn schwanken, sehe ich vorläufig ab, aber im übrigen zeigen auch diese, daß

die Standorte A + B weit günstiger sind als die übrigen (6 + 12 = 18 Arten gegenüber 3 + 2 = 5).

Gruppe 5. Bienne. Die Lebensdauer beträgt über ein Jahr, indem sie im Frühling oder im Sommer keimen und im Herbst des folgenden Jahres absterben. Hierher gehören Arten wie *Pastinaca sativa*, *Carum carvi*, *Arctium*- und *Cirsium*-Arten, *Tragopogon*, *Verbascum*, *Gentiana amarella* und *campestris* usw., im ganzen kräftige Arten mit meist starker und lang dauernder Pfahlwurzel, namentlich wo der Standort trockener Boden ist; Nährstoffe werden in der Wurzel gespeichert und die Sproßform ist die Halbrosette. Die Übersichtstafel zeigt, daß keine auf dem bewegten Boden vorkommen, was wohl daher rührt, daß die biennen (und pluriennen) Arten (mindestens) zwei Sommer Entwicklungszeit erfordern, und daß sie wohl schwerlich so lange auf oft bewegtem Boden Ruhe finden würden. Daher sind mehrjährige, trockene Grasfluren und langhalmige Wiesen, sonnige und unbebaute Flächen, Wegränder und Ruderalplätze und andere kaum oder wenig gestörte Böden (Standort B) für sie offenbar weit günstiger als alle andern Standorte (40 gegenüber 5 + 8 = 13).

Bevor ich zu den Pollakanthen übergehe, will ich eine Bemerkung über die »eingeschleppten oder verwilderten« machen. Deren Zahl beläuft sich in Dänemark bisher auf ungefähr 240. Unter diesen sind die Hapaxanthen weit zahlreicher als die Pollakanthen, nämlich etwa 140 gegenüber 100. Für die wildwachsenden Arten ist das Verhältnis vollständig umgekehrt: unter diesen stehen etwa 900 Pollakanthe 300 Hapaxanthen gegenüber. Das zeigt, daß die Hapaxanthen am leichtesten einwandern können; aber dauernd ihren Platz zu behaupten fällt ihnen offenbar schwerer. Eine Ursache für dieses Verhalten ist darin zu suchen, daß ein sehr großer Teil davon als Unkräuter an die Kulturpflanzen gebunden und diese vorwiegend hapaxanth sind und auf bewegtem Boden (Kulturland) vorkommen, von dem sie leicht verschwinden, wenn er bearbeitet wird.

Die Pollakanthen teile ich, wie die Übersicht S. 5 zeigt, zunächst in 2 Gruppen: a) die mit orthotropen, d. h. mehr oder weniger aufrechten Sprossen, und b) diejenigen mit gleichzeitig oder ausschließlich plagiotropen Sprossen, d. h. Sprossen, die quer zur Schwerkraftrichtung wachsen und die man auch »Wandersprosse« nennen kann (Gruppen 9—13).

Gruppe 6. Horstpflanzen (Pflanzen mit »Zwischenstock«). Ich finde den von Hj. Nilsson 1895 eingeführten Namen »Pseudorhizom« glücklicher und bequemer als den umständlichen, auch von ihm eingeführten »Stengelbasen-Komplex«, den übrigens Areschoug aufgenommen hat. Im allgemeinen werden sie typische »Horstpflanzen« sein, d. h. die Sprosse stehen mehr oder weniger dicht und aufrecht beisammen. Alle Sprosse sind Lichtsprosse; beim Wintereintritt sterben sie nahe bis zum Grund ab, so daß nur ein kleines, mehr oder weniger aufrechtes Basalstück am Leben bleibt, das die Verjüngungsknospen trägt: es entsteht ein »Zwischenstock«.

Wenn diese Basalstücke etwas verholzt und mehrjährig werden, entsteht ein »Komplex von Stengelgrundteilen«, eine Sproßgruppe, die oft von einer langlebenden Pfahlwurzel zusammengehalten wird, also eine typische Horstpflanze, welcher Begriff sich wohl im ganzen mit Areschougs »Rasenperenne« deckt. Der Ort des Zwischenstockes ist in der Bodenfläche oder etwas darüberliegend, oft wird er durch Zusammenziehung der Hauptwurzel oder auf andere Weise etwas nach unten gezogen (Raunkiaers »Hemikryptophyten«). Oberirdische oder unterirdische Ausläufer (»Lichtausläufer« und »Bodenausläufer«) kommen bei den Arten dieser Gruppe nicht vor.

Diese Entwicklung ist, wie die Übersicht zeigt, bei allen vier Sproßformen vertreten; am zahlreichsten bei den Halbrosettenstauden, dann bei den Grastypen. Diese machen zusammen $126 + 74 = 200$ oder $^2/_3$ der ganzen Gruppe aus.

Wo die Grundteile zahlreich und stark aufrecht sind, bleibt der Horst dicht; aber wenn diese am Grunde mehr schräg liegen, wird der Horst lockerer, und es können Zwischenstöcke vorkommen, die Rhizomen gleichen und oft als solche bezeichnet werden. Besonders wird das der Fall sein, wenn die Basalteile Wurzeln schlagen und von kürzerer Dauer sind, so daß sich der Horst rasch in verschiedene Teile auflöst (Gruppe 8). Es ist klar, daß dabei der Wassergehalt des Bodens eine wesentliche Rolle spielt. Je trockener der Standort ist, um so länger lebt die Hauptwurzel, und um so mehr verholzen auch die basalen Sproßteile, je feuchter der Boden ist, um so rascher verschwindet die Hauptwurzel und wird durch Adventivwurzeln an den frei liegenden und sehr oft schräg stehenden Grundteilen der Sprosse ersetzt. Das könnte statistisch beleuchtet werden, aber ich habe hierfür noch kein genügendes Tatsachenmaterial.

Untersucht man die Beziehung zwischen dem Wuchstypus der Horstpflanzen und den Standorten, so ergibt sich, daß sie sich auf bewegtem Boden schlecht zuhause fühlen (nur 6), wogegen der Standort B die meisten von ihnen hat, nämlich 139; dann kommt der Boden der Gehölzvereine an die Reihe mit 84, hernach der Schlamm- und Sumpfboden (61); von Wasserpflanzen nur 1. Dieser Standort B gibt zweifellos am besten ein Bild von der Natur der Savannen und Steppen.

Ich möchte hier bemerken, daß einige Horstpflanzen und übrigens auch Arten aus anderen Gruppen ein wichtiges Verbreitungsmittel in der Wurzelbrut haben, z. B. *Linaria vulgaris*, *Epilobium angustifolium*, *Aristolochia clematitis*. Diese hat ganz gewiß eine große biologische Bedeutung für die Art (im Kampf mit anderen Arten), aber keine Bedeutung für die Lebensform. Die hierhergehörenden Arten habe ich daher nicht zu einer besonderen Gruppe vereinigt.

Ebenfalls nicht als besondere Gruppe scheide ich die Arten aus, die länger lebende Wurzelknollen haben (»Georginen-Typus«), Arten wie *Sedum telephium*, gewisse *Campanula*-Arten. Doch mache ich eine Ausnahme

für solche Arten, deren knollenförmige Wurzeln in höherem Grad den unterirdischen Zentralteil der Arten ausmachen, z. B. *Corydalis solida* und andere Arten (Gruppe 7).

Harter, ruhiger und trockener Boden hat vorwiegend Horststauden, weil da Bodenausläufer und andere unterirdische wandernde Sprosse schwer vorwärtskommen und in zähem Lehmboden, der sich in Trockenzeiten zusammenzieht, Zerreißungen ausgesetzt sind.

Gruppe 7. Knollen- und Zwiebelpflanzen. Ein Teil der ortsfesten Arten mit aufrechten Sprossen hat ein knollen- oder zwiebelförmiges unterirdisches Zentralorgan. Ihre Morphologie ist so gut bekannt, weil sie seit vielen Jahren die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gelenkt haben; besonders Irmisch muß genannt werden. Die Übersicht zeigt, daß ihre Zahl in der dänischen Flora nicht groß ist und daß die meisten (20 von 37) an den Boden der Holzpflanzenvereine gebunden sind. Auf bewegtem Boden sind es vielleicht eine oder zwei *Gagea*-Arten; auf B viel mehr, darunter *Ranunculus bulbosus* und eine ganze Reihe Orchideen (von denen einige vielleicht zu D gestellt werden können), und auf Sumpfboden (oder Wasser) kann vielleicht *Alisma plantago* hierher gerechnet werden, aber sonst sind es Wälder und Gebüsche, an die unsere Arten von *Corydalis*, *Allium*, *Gagea*, *Arum* und andere Knollen- und Zwiebelpflanzen gebunden sind, darunter Orchideen aus der Ophrydeen-Gruppe.

Es ist eine recht eigentümliche und schwer zu erklärende Tatsache, daß so viele unserer mit Zwiebeln, Stengel- oder Wurzelknollen ausgerüsteten Arten oder, kurz gesagt, unsere meisten Geophyten im Wald zuhause sind (vgl. auch Gruppen 11, 12 und 13). Das kann sicher nicht für die Richtigkeit der Ansicht ins Feld geführt werden, daß die Geophyten diejenigen Arten seien, die vor allem eines kräftigen Schutzes gegen die Ungunst des Klimas bedürfen und sich deshalb in den Boden zurückziehen. Die Pflanzen des Waldbodens mögen wohl durch ihren Standort den besten Schutz gegen Wind und Wetter genießen; das Waldklima ist bekannterweise in nicht geringem Grad ausgeglichen im Vergleich mit dem Klima außerhalb des Waldes; es herrscht im Wald weniger Luftzug, höhere Luftfeuchtigkeit und geringere Bodentrockenheit, und der Temperaturgang zeigt viel geringere Extreme als außerhalb. Jeder hat gewiß erfahren, daß der Waldboden in viel geringerem Maße austrocknet oder gefriert als der Boden außerhalb; er ist wärmer, ausgeglichener.

Es müssen andere Gründe dafür da sein, daß so viele Geophyten in der Bodenvegetation der Gehölzvereine enthalten sind und daß sich hier überhaupt so viele Pflanzen mit Nahrungsspeichern von dieser oder anderer Art vorfinden.

Man kann auf die Tatsache hinweisen, daß der Waldboden in höherem Maße als der lichtoffene Boden von Pflanzenabfall bedeckt ist, der im laubmullbedeckten Waldboden von Regenwürmern aufgearbeitet wird

(P. E. Müller), und es ließe sich die Hypothese aufstellen, daß dieser eine mitwirkende Ursache bei Erzeugung erblicher Geophyten-Typen gewesen sei. Aber das ist doch nur eine Hypothese. Daß aber diese Aufarbeitung des Bodens mit eine Ursache für das Eindringen in den Boden (das Geophyt-werden) gewesen ist, ist immerhin wahrscheinlich.

Man hat eine Erklärung durch die Annahme gesucht, daß soviele der Waldbodenpflanzen der Laubwälder Frühlingspflanzen sind, die darauf angewiesen sind, das stärkere Licht des Frühlings auszunützen, bevor der Laubausbruch vollendet ist, und die daher große Speicher von Reservenahrung brauchen, um im April und Mai rasch hervorsprießen und blühen zu können. In dieser Erklärung des Zustandekommens der Speicherorgane ist sicher manches richtig; aber ob man nicht doch die Erklärung auf einem anderen Weg suchen muß?

Ich möchte hier auf den Umstand hinweisen, der sicher für die allermeisten Arten der genannten Typen und übrigens auch für Waldbodenarten aus mehreren anderen Gruppen gilt, daß sie pseudoannuell sind. So nenne ich die mehrjährigen Arten, deren Sprosse eine nur einjährige Lebensdauer haben. Als ein typisches Beispiel kann auf *Orchis* verwiesen werden. Deren aufrechter, unverzweigter Sproß stirbt im Laufe des Sommers vollständig ab; zurück bleibt nur eine Verjüngungsknospe, deren Aufgabe es ist, die Entwicklung im nächsten Jahre fortzusetzen. Um dies zu können, muß sie mit einem Organ zur Nährstoffspeicherung versehen sein (einem »Hibernaculum«, hier einer Wurzelknolle). Diese Lebensform gehört zu Areschougs »Brutknospenperennen«. Die meisten von diesen haben unverzweigte oder doch nur wenig verzweigte Lichtsprosse und sind in verschiedenen der in der Übersicht angeführten Gruppen vertreten. Die meisten haben Langsprosse (z. B. die Ophrydeen, *Trientalis*, *Circaea alpina* u. a., *Epilobium montanum*, *E. palustre*, *Oxalis stricta*, und als eine fremde, etwas abweichende Form die Kartoffelpflanze). Aber auch Rosettensprosse kommen vor (*Arum*, *Allium*-Arten, *Galanthus* und andere Zwiebelpflanzen, von ausländischen z. B. *Colchicum* und *Crocus*). Sie sind Waldbodenpflanzen, und eine gewisse Verbindung zwischen Pseudoannuität und Zustandekommen eines Speicherorganes scheint offenbar zu bestehen. Indem sich die Verjüngungsknospe ganz von der Mutterpflanze loslöst, muß sie sich entweder sehr rasch mit Wurzeln versehen (z. B. *Epilobium montanum*) oder Reservenahrung haben zum Verbrauch beim Austreiben.

Pseudoannuelle sind übrigens auch einige Arten, die einem ganz anderen Standort angehören, nämlich dem Wasser. Es sind z. B. Arten der Gattungen *Potamogeton* und *Myriophyllum*, und sie haben gleichfalls Hibernacula von eigentümlichem Bau. Pseudoannuität und Hibernacula scheinen ebenfalls zusammenzugehören. Man kann doch offenbar in diesem Zusammenhang auch manche andere Arten ausführen, die nicht als ganz

pseudoannuell bezeichnet werden können, aber deren Sprosse nicht viel länger als ein Jahr leben. Immer scheint der Standort besonders locker zu sein: feuchter Humus in Wiesen oder Wäldern oder Schlamm in Seen. Auch die Geophyten der Tropen scheinen mir dafür zu sprechen, daß feuchter Waldhumus oder Süßwasserschlamm oder Wasser die Standorte sind, die kurze Sproßdauer bis zu vollständiger Einjährigkeit hervorrufen.

Wieweit die Eigentümlichkeiten dieser Standorte »causae efficientes« gewesen sind, kann ich vorläufig nicht sagen; das mögen spätere Untersuchungen klarlegen. Aber zunächst bleibt die Frage, warum die Überwinterungsorgane so tief im Boden ruhen, wie es gewöhnlich der Fall ist. Das vermag ich gar nicht hinreichend zu erklären, und es ist nur eine Hypothese, wenn ich darin einen Schutz sehe — nicht gegen eine ungünstige Jahreszeit —, sondern gegen die Angriffe von Tieren auf die nährstoffreichsten Pflanzenteile. Diese sind natürlich bei einer Lage im Boden besser geschützt, als wenn sie über dem Boden wären.

Mit dem soeben Angeführten will ich durchaus nicht sagen, daß unterirdische Knollen und Zwiebeln auf allen Standorten von denselben Bedingungen hervorgerufen sind; im Gegenteil, es sind in anderen Klimaten, wie in Wüsten und Steppen, offenbar andere causae efficientes als in unseren Wäldern und feuchten Wiesen.

Die folgenden drei Gruppen — 8, 9 und 10 — sind recht eng verbunden, und man kann sagen, daß sie eine Serie mit in einer bestimmten Richtung fortschreitender Entwicklung bilden. Gruppe 8 umfaßt Arten, deren aufrechte Sprosse am Grund etwas niederliegend sind und hier Wurzeln treiben. Bei Gruppe 9 sind alle Sprosse in gleicher Weise Assimilationssprosse, aber sie legen sich (plagiotrop) oben auf den Boden. Bei Gruppe 10 finden sich Sprosse unterirdisch und plagiotrop; ihre Assimilationsorgane, die natürlich das Licht aufsuchen müssen, sind allein oder hauptsächlich Laubblätter.

Gruppe 8. Wurzelschlagender Stengelgrund kommt bei einer kleinen Zahl (9) auf ruhigem, trockenem oder frischem Boden wachsender Arten mit orthotropen Sprossen vor, wenigstens sofern der Boden etwas feucht ist (z. B. Langstauden wie *Anthemis tinctoria*, *Prunella*, *Cerastium arvense*, *Sagina procumbens* und *Veronica serpyllifolia*, oder Halbrosettenstauden, wie *Gnaphalium silvaticum*). Eine ähnliche Anzahl (8) kommt auf nassem Boden (D) vor, z. B. *Lychnis flos cuculi*, *Stellaria aquatica*, *Roripa amphibia*, *Alopecurus geniculatus* u. a.), aber erst bei Wasserpflanzen treffen wir diese Erscheinung in größerem Maße, nämlich 19 (gegenüber insgesamt 17 in den beiden anderen Gruppen). Hierher gehören nämlich z. B. Arten von *Batrachium*, *Callitriche*, *Myriophyllum*, *Veronica*, *Elodea*. Man ist daher wohl zu dem Schluß berechtigt, daß das Wasser die causa efficiens ist, was durch die mannigfachen Erfah-

rungen über das Vermögen des Wassers, Adventivwurzeln hervorzurufen, bestätigt wird.

Gruppe 9. Kriech-Kräuter nenne ich die krautigen Arten, deren Assimilationssprosse alle voll und ganz plagiotropen Wuchs zeigen und auf dem Boden liegen, wo sie Wurzeln schlagen, so z. B. Arten wie *Lysimachia nummularia*, *Pilularia*, *Ranunculus reptans*, *Batrachium hederaceum*, *Elatine* und andere mehr. Selbst solche Typen wie diejenigen *Lycopodium*-Arten, die nur oberirdische Sprosse haben, können hierher gestellt werden, weil der plagiotrope und wurzelschlagende Assimilationssproß der Hauptsproß ist, während die kurzen aufrechten Assimilationssprosse wesentlich im Dienst der Fortpflanzung stehen. Wenn ich in dieser Abhandlung auch Arten mitberücksichtigt hätte, die nicht rein krautig sind, könnten hier als Beispiele *Empetrum*, *Oxycoccus* und *Linnaea* genannt werden.

Zum Kriechkraut-Typus will ich weiter rechnen die plagiotrop wachsenden, flutenden oder schwebenden Wasserpflanzen, wie *Lemna* (von fremden *Salvinia*), *Utricularia* und *Ceratophyllum*. Werden diese mitgerechnet, so beträgt die Zahl der Wasserpflanzen 19, und zusammen mit den 4 unter D angeführten 23 gegenüber 9 auf trockenem Boden und Waldboden. Auch hier glaube ich das Wasser als formbildenden Faktor annehmen zu müssen.

Gruppe 10. Laubblatt-Rhizome und Laubblatt-Bodenausläufer. Während die Arten in der 9. Gruppe nur oberirdisch wandernde Sprosse haben, umfaßt diese Gruppe Arten mit unterirdisch wandernden Laubblattsprossen. Einige Arten haben nur Laubblätter, z. B. *Polypodium vulgare, Dryopteris pulchella* und *thelypteris*, *Hydrocotyle vulgaris, Acorus*, *Butomus*, *Ruppia*, *Nuphar, Nymphaea*, *Menyanthes* und *Calla* (welche zwei auch flutende Wasserpflanzen sind). Bei einigen gibt es Individuen, deren Stengel ganz oder teilweise oben auf der Erde oder oben auf dem Grund des Wassers liegen (z. B. *Hydrocotyle*); die Grenze ist nicht scharf.

Andere Arten haben außer Laubblättern zugleich eine größere oder kleinere Zahl Niederblätter am wandernden Stengel, z. B. *Oxalis acetosella*. Wieder andere haben allerdings direkt von unterirdischen Grundachsen ausgehende Laubblätter; aber wenn sie fruktifizieren, senden sie laubblatttragende Blütensprosse ans Licht, z. B. *Anemone nemorosa* und *ranunculoides*, *Adoxa*, *Zostera*.

Es ergibt sich von selbst, daß die Arten dieser Gruppe im ganzen hoch im Boden liegen müssen, gleich unter der Oberfläche oder einer losen Decke von Laub im Waldboden, da sich ja die Laubblätter in der Regel nicht durch eine dickere oder festere Bodenschicht durcharbeiten können. So verhält es sich in Wirklichkeit auch, aber eine Ausnahme machen doch einige Farne, namentlich *Pteridium aquilinum*, dessen Grundachse mehrere Dezimeter tief liegen kann. Seine Blätter sind tatsächlich auch ungewöhnlich

kräftig, und dazu kommt das so eigentümliche Spitzenwachstum der Farnblätter mit dem unter eingerollten Blatteilen geborgenen Vegetationspunkt.

Ich habe diese Gruppe »Laubblatt-Rhizome« und »Laubblatt-Bodenausläufer« genannt. In der 3. Auflage meiner »Ökologischen Pflanzengeographie« sind sie als »Blattstauden« bezeichnet, ein Name, mit dem ich gar nicht recht zufrieden gewesen bin, aber ich kannte keinen besseren ebenso kurzen. Diese Wandersprosse sind zu einem großen Teil »Ausläufer«, d. h. lange, langgliedrige, dünne und in der Regel recht kurzlebige Sprosse, deren Hauptaufgabe die Ausbreitung des Individuums ist, weshalb sie nicht größere Mengen von Reservenahrung speichern. Andere sind »Rhizome«, Wurzelstöcke, wie ich die längerlebenden unterirdischen Grundachsen bezeichnen möchte, die kurzgliedrig und dick sind, weil sie reich an Reservenahrung sind; ihre Aufgabe ist gewiß auch die Wanderung, aber in erster Linie die, eine länger lebende unterirdische Grundachse für die Art zu bilden. Oft hat der Wurzelstock eine sehr bestimmte Architektonik mit bestimmtem Platz für Haupt- und Seitenknospen. Dazu kommt, daß die Wurzelstöcke oft unmittelbar vom Primärsproß angelegt werden, wogegen die Bodenausläufer wohl stets Sprosse zweiter oder höherer Ordnung darstellen. Aber zwischen diesen beiden Formen der wandernden unterirdischen Stengel läßt sich doch schwerlich eine irgendwie scharfe Grenze ziehen.

Die Übersichtstabelle zeigt, daß Gruppe 10 auf den Standorten A und B nicht vertreten ist, sondern vorzugsweise im Wasser und wasserreichen Boden ($13 + 7 = 20$), ferner im weichen Mull und den Laubdecken der Wälder.

Die Gruppen 11, 12 und 13 schließen sich ebenso zu einer Reihe zusammen, von der man gleicherweise Gruppe 8 als Ausgangspunkt annehmen kann, indem 11 nur schwer von dieser zu trennen ist. Sie haben das gemeinsam, daß orthotrope Lichtsprosse mit plagiotropen Sprossen verbunden sind, die sich in 11 über der Bodenfläche, in 12 und 13 unter dieser befinden.

Gruppe 11. Aufrecht wachsende Lichtsprosse mit oberirdischen Ausläufern. Diese letzteren können kurz und recht kurzgliedrig oder lang und langgliedrig sein (in welchem Falle sie bisweilen »Ranken« oder »Flagellen« genannt werden). Sie sind Wander- und Vermehrungssprosse, deren Ausgangspunkt wohl bei Arten wie denen in Gruppe 8 gesucht werden kann. Sie sind wurzelschlagende Assimilationssprosse, deren Blätter aber kleiner sein können als die übrigen Laubblätter der Art, wie daran auch Niederblätter vorhanden sein können.

Die Übersichtstabelle lehrt, daß keine von diesen auf Standort A vorkommen: der Boden ist zu unruhig. Hingegen hat B die meisten, nämlich *Antennaria dioeca*, *Bellis perennis*, *Hieracium pilosella*, Arten von *Potentilla* und *Fragaria*, *Sempervivum tectorum* u. a., zumeist Vollrosetten-

pflanzen (11 Arten). Im Wald und Gebüsch kommen nur 9 vor, darunter *Lamium Galeobdolon*, *Glechoma hederaceum*, *Stellaria nemorum*, *Viola odorata*, *Ajuga reptans* u. a. Auf feuchtem Boden sinkt die Zahl auf 7 (*Ranunculus repens*, *Agrostis alba* u. a.) und im Wasser auf 4, wobei die ausläufertreibenden, flutenden Rosettenpflanzen *Hydrocharis* und *Stratiotes* mitgerechnet sind. Irgendeine Erklärung dafür, weshalb die Verteilung die angegebene ist, habe ich nicht; ein sehr ausgeprägter Unterschied zwischen den Standorten besteht ja da nicht, ausgenommen für das Vorkommen im Wasser. Die Vollrosettenpflanzen sind die zahlreichsten (16 gegenüber 6 + 9 + 2).

Die Gruppen 12 und 13 bilden eine Fortsetzung von 11, parallel mit Gruppe 10 als einer Fortsetzung von 9. In beiden treten unterirdische Wandersprosse auf, in 12 mit Ausläufercharakter, in 13 mit Wurzelstockcharakter[1]).

Gruppe 12 hat neben aufrechten Lichtsprossen zugleich Bodenausläufer, also dünne, langgliedrige, unterirdische Sprosse, deren Hauptaufgabe die Ausbreitung des Individuums ist. »Bodenausläufer« setze ich im Gegensatz zu den oberirdischen oder »Lichtausläufern«, die oft »Stolonen« genannt werden. (Johan Erikson hat den Namen »Stolon-Rhizom« gebraucht, der für gewisse Bodenausläufer recht gut passen würde, aber etwas lang ist). Ich meine nämlich, daß man zwischen zweierlei Ausläufern unterscheiden solle.

Die eine Gruppe hat starke und unregelmäßige Verzweigung; es besteht keine bestimmte Architektonik, sondern es kann von jeder einzelnen Blattachsel ein Ast ausgehen, es ist keine »Hauptknospe« vorhanden. Als Beispiele können genannt werden Arten von Labiaten (*Mentha*, *Lycopus*, *Stachys* u. a.), von Papilionaten (*Vicia* und *Lathyrus*), von Gramineen und Cyperaceen (*Agropyron*, *Psamma*, *Elymus* usw.), *Lysimachia vulgaris* usw. Hierher gehören eine Menge Langsproßpflanzen und Arten vom Grastypus, dann Halbrosettenpflanzen, am wenigsten Vollrosettenpflanzen (z. B. *Tussilago* und *Petasites*).

Die andere Gruppe von 12 hat auch langgliedrige, dünne, wurzelschlagende, unterirdische Wandersprosse, aber die Architektonik (Sproßbau und Verzweigungsweise) ist sehr gesetzmäßig; wie bei manchen Rhizomen gibt es eine »Hauptknospe«, die ihren Sitz in einer bestimmten Blattachsel hat. Hierher gehören z. B. Arten von *Potamogeton*, *Hippuris* und *Heleocharis*, *Carex arenaria* u. a.; auch die monopodiale *Paris quadrifolia*. Sie gleichen in diesem Punkte den typischen Rhizomen (Wander-Rhizomen), aber ihre Lebensdauer ist offenbar meist kürzer und sie sind nicht dick, kurzgliedrig und nährstoffreich wie diese, die vorzüglich durch Arten von

---

1) Vgl. über diese Gruppen: Warming, Om Jordudløbere. Mém. Ac. R. Sc. et Lett. de Danemark 8me sér. T. II 6, 1918 (Anm. des Übersetzers).

z. B. *Polygonatum*, *Asparagus*, *Juncus* und *Scirpus* vertreten werden. Will man einen Namen für diese Zwischenformen zwischen den unregelmäßig verzweigten Ausläufern und den kurzgliedrigen, dicken Rhizomen haben, könnte man sie vielleicht Rhizoden nennen (d. h. »was den Wurzeln ähnelt«).

Das Verhältnis der Bodenausläufer zu den Standorten ergibt sich aus den Zahlen: 70 in nassem und schlammigem Boden, 41 in Waldboden, dann B mit 24, E mit 11 und A mit 8. Die letztgenannten, auf unruhigem Boden wachsenden Arten sind zum Teil außergewöhnlich hartnäckige Unkräuter, wie *Agropyrum repens* und *Tussilago farfara*, oder auf »weißen Dünen« wachsende Arten: *Psamma* und *Elymus*, oder auf Sandstrand wachsende, wie *Agropyrum junceum* u. a. Es scheint also auch hier die Hauptsache zu sein, daß der Boden locker, leicht zu durchdringen ist und entweder Schlick, Faulschlamm oder Mull oder z. B. Sand enthält. Die Grundachsen derartiger Unkräuter müssen entweder Zerstückelung ertragen können oder so tief im Boden liegen, daß sie von Spaten und Pflug nicht erreicht werden.

Pseudoannuität ist nicht selten und oft verbunden mit der Ausbildung von knollen- oder zwiebelförmigen Hibernacula (der »Kartoffeltypus« bei *Trientalis*, *Sagittaria* und *Circaea alpina*, Zwiebelform bei *Epilobium palustre*). Diese letzten Fälle zeigen auf das deutlichste, daß die biologische Aufgabe der Ausläufer hier allein ist, die Winterknospe von der Mutterpflanze zu entfernen, welche nach Abschluß der Vegetationszeit vollständig zugrunde geht zugleich mit dem gestrecktgliedrigen, dünnen Teil der Ausläufer.

Gruppe 13. Rhizome oder Wurzelstöcke. Ich kann hier keine Untersuchung darüber anstellen, wie verschieden man den Begriff »Rhizom« aufgefaßt hat, sondern will bloß bemerken, daß er schärfer abgegrenzt werden muß als bisher. Ich schlage vor, daß man unter Rhizom oder Wurzelstock einen Grundstengel verstehen soll, der plagiotrop, kurzgliedrig und mehr oder weniger dick ist, weil seine wichtigste Aufgabe die Speicherung der Reservenahrung ist. Er wird unterirdisch entwickelt und steht in morphologischem und biologischem Gegensatz zum Assimilationsorgan (Lichtsproß, Laubblatt), das seinen Ursprung von ihm nimmt (Typen z. B. *Polygonatum*, *Anemone nemorosa*, *Asparagus*[1])). Damit wird er in Gegensatz gebracht zu den S. 11 erwähnten schräg oder sogar wagrecht liegenden Stücken von Zwischenstöcken (Pseudorhizome), die auch unterm Namen »Rhizom« gehen, und z. B. zu den lotrechten, mit Nebenwurzeln versehenen Zwischenstöcken, wie dem von *Primula*, die auch nur

1) Abbildungen der Keimung und weiteren Entwicklung von diesen bei WARMING: Skudbygning, Overvintring og Foryngelse, Naturhistor. Forenings Festskrift. København 1884.

Stücke von »Pseudorhizomen« sind. Ähnlich verhält es sich mit den S. 17/18 beschriebenen »Rhizoden«.

Die Übersichtstafel zeigt, daß Rhizome vorzugsweise mit Langsprossen verbunden sind und daß sie fast ausschließlich in Holzpflanzenvereinen und auf Schlamm- und Sumpfboden vertreten sind, mit zusammen 26 gegenüber 5 auf den 3 anderen Standorten. Daß der lose und weiche Boden, der leichtes Wandern der Sprosse ermöglicht und die Feuchtigkeit, die die Nebenwurzelbildung fördert, bei ihrem Zustandekommen mitwirkende Ursachen gewesen sind, scheint mir klar.

Untersuchen wir schließlich das Verhältnis zwischen Hapaxanthen und Pollakanthen mit Rücksicht auf den Standort, so ergibt sich folgendes:

	A	B	C	D	E	Total
A. Hapaxanthe	117	132	15	36	9	309
B. Pollakanthe	15	210	176	174	68	643

Auf unruhigem Boden (A) gibt es also 117 Hapaxanthe gegenüber 15 Pollakanthen oder fast 8 mal mehr. Auf ruhigem, trockenem Boden (B) beginnen die Pollakanthen das Übergewicht zu erlangen (210 P gegenüber 132 H), und vollends auf den folgenden Standorten sind sie weitaus zahlreicher. Im Wald und Gebüsch (C) sind sie mehr als 11 mal so zahlreich (176 gegenüber 15); auf Schlamm- und Sumpfboden 5 mal (174 gegenüber 36) und im Wasser fast 9 mal so zahlreich (68 gegen 9). Es ist also nur der unruhige Boden, auf dem die Hapaxanthen im Übergewicht sind — wovon die Ursache wohl die Unruhe ist, die der Entwicklung der Pollakanthen hinderlich ist und Raum für die Hapaxanthen schafft; je trockener und wärmer ein Boden ist, desto größere Aussicht haben die letzteren zu ihrem Gedeihen.

Am wenigsten vertreten sind sie in den Gehölzvereinen, was wohl damit in Verbindung steht, daß der Schatten ihnen rasche Entwicklung und Blühen verunmöglicht und daß der nährstoffreiche und mäßig feuchte, ruhige Boden günstig für die perennen krautigen Arten ist.

Zählt man zusammen, wieviel eigentliche Geophyten es gibt (also Gruppen 7, 15, 12 und 13), so erhalte ich 9 (1 + 8) auf unruhigem Boden, 25 (13 + 11 + 1) in Wasser, 43 (15 + 24 + 4) auf ruhigem, lichtoffenem, trockenem oder frischem Boden, 80 (20 + 9 + 41 + 10) auf Wald- und Gebüschboden und 94 auf Schlamm- und Sumpfboden. Die Geophyten, die am besten durch die Standortsbeschaffenheit gegen Frost und Vertrocknung geschützte Verjüngungsknospen haben, besitzen zugleich die am tiefsten liegenden Verjüngungsknospen; sie scheinen also, wie oben ausgeführt, zugleich auch den klimatisch günstigsten Ort zu finden, sie fangen also sozusagen »zwei Fliegen auf einen Schlag«. Übrigens bezeichnete Areschoug, der 1896 die Namen Geophyten und geophil eingeführt

hat, auch die biennen und die meisten perennen Kräuter, also auch RAUNKIAERS Hemikryptophyten, als geophil.

Ich machte zu Beginn dieser Bemerkungen aufmerksam auf die wichtigsten der vielen Quellen für Fehler oder verschiedene Auffassungen bei verschiedenen Botanikern, die bei Untersuchungen wie diesen mitspielen. Es ist sogar wahrscheinlich, daß ich selbst bei fortgesetztem Studium dazu kommen werde, diese Zahlen zu ändern — doch möchte ich diese Betrachtungen nur als vorläufige hinstellen — und daß andere Forscher die Lebensformen und Standorte anders auffassen werden als ich. Es wird auch manche Änderung an der Statistik vorzunehmen sein, wenn man Kletterpflanzen, Parasiten und Saprophyten mitberücksichtigt. Aber davon bin ich ganz überzeugt, daß die Verhältnisse in der Hauptsache so bleiben werden, wie ich sie vorhin gefunden habe.

Aus meiner Tabelle lassen sich wohl auch noch andere Schlüsse als die angeführten ziehen, aber diese möchte ich hier beiseite lassen.
